

Giuseppe Santi (*)

Réflexions sur quelques paramètres dimensionnels relatifs à *Ichniotherium cotta* (Pohlig) 1885 et à *Ichniotherium accordii* Ceoloni et al., 1986: hypothèse de probables implications statiques et dynamiques

Résumé - En relation avec l'analyse effectuée sur quelques paramètres dimensionnels et morphologique des empreintes de l'ichnogenre *Ichniotherium*, sont proposées quelques réflexions sur: a) l'aspect morphologique et statique relatif aux espèces *Ichniotherium cotta* (Pohlig) 1885 et *Ichniotherium accordii* Ceoloni et al., 1986, b) une probable «évolution» sur la disposition des composants des membres antérieurs et postérieurs dans le genre même. Sont avancées donc, sur la base de l'aspect des pistes, deux hypothèses alternatives: la première, place à la base la disposition déduite pour *I. accordii* et dont dériverait «directement» *I. cotta* et *I. willsi*. La deuxième, place à la base, la disposition d'*I. cotta*, étant l'espèce la plus commune, dont descendraient en même temps, *I. accordii* et *I. willsi*. Il reste impossible d'accepter l'une ou l'autre hypothèse en manquant de données plus certaines. De toute façon, je suppose une certaine évolution morphologique entre l'ichnogenre *Ichniotherium*.

Riassunto - Riflessioni su alcuni parametri dimensionali relativi a *Ichniotherium cotta* (Pohlig) 1885 e *Ichniotherium accordii* Ceoloni et al., 1986: ipotesi di probabili implicazioni statiche e dinamiche.

In relazione all'analisi compiuta su alcuni parametri dimensionali e morfologici delle impronte dell'ichnogenere *Ichniotherium*, vengono avanzate alcune riflessioni riguardanti: a) l'aspetto morfologico e statico relativo alle specie *Ichniotherium cotta* (Pohlig) 1885 e *Ichniotherium accordii* Ceoloni et al., 1986, b) una possibile «evoluzione» sulla disposizione dei componenti gli arti anteriori e posteriori all'interno del genere. Sono proposte pertanto, sulla considerazione del disegno delle piste, due ipotesi alternative delle quali la prima pone alla base l'assetto desunto da *I. accordii* e da cui discenderebbero «direttamente» quelli di *I. cotta* e di *I. willsi*. La seconda, pone come aspetto di base quello di *I. cotta*, essendo la forma più comune, da cui deriverebbero contemporaneamente quella di *I. accordii* e di *I. willsi*. Rimane impossibile accettare l'una o l'altra mancando più sicuri dati. Si ipotizza comunque, una certa evoluzione morfologica all'interno dell'ichnogenere *Ichniotherium*.

Abstract - Considerations on some dimensional parameters in relation to *Ichniotherium cotta* (Pohlig) 1885 and *Ichniotherium accordii* Ceoloni et al., 1986: hypotheses of probable static and dynamic implications.

On the base of the analyses accomplished on some dimensional and morphologic parameters of the ichnogenus *Ichniotherium* footprints, some considerations are advanced. These

(*) Dipartimento di Scienze della Terra, Università di Pavia, Via Ferrata, 1 - 27100 Pavia

concerne: i) the morphologic and static aspect relative to ichnospecies *Ichniotherium cotta* (Pohlig) 1885 and *Ichniotherium accordii* Ceoloni *et al.*, 1986, ii) a possible «evolution» of the lower and upper limbs components disposition inside to the ichnogenus. On the analyses of the trackways pattern, two alternative hypotheses are advanced. The first, place to the base the *I. accordii* order of the limbs and which those of the *I. cotta* and *I. willsi* descended directly. The second, place to the base that of *I. cotta* because is the commonest ichnospecies, which those of the *I. accordii* and *I. willsi* descended contemporaneously. It is impossible to accept the one or the second hypothesis lacking more sure data. Nevertheless on presume a certain morphologic «evolution» inside to ichnogenus *Ichniotherium*.

Notas clés: *Ichniotherium*, statique, dynamique, évolution, Reptiles.

Introduction

Dans la littérature relative aux empreintes des amphibiens et des reptiles du Permien européen, une grande partie des études est consacrée à celles sur l'ichnogenre *Ichniotherium*. Il est connu que cet ichnogenre est distribué abondamment dans les terrains du Rotliegende de l'Allemagne (Fichter, 1983; Haubold, 1971; 1973; 1974; 1984), du Permien français (Bassin de Lodève) (Gand, 1987), dans les Arenarie Rosse de Val Gardena (Alpes Méridionales) (Conti *et al.*, 1977; Ceoloni *et al.*, 1988), encore signalé dans les Alpes Carniques (Autriche) (Nierdemayr & Scheriau-Nierdemayr, 1980) et en Grande Bretagne (Haubold & Sarjeant, 1973). Ce genre est caractérisé actuellement, par trois ichnoespèces: *I. cotta* (Pohlig) 1885, *I. willsi* Haubold & Sarjeant, 1973 et *I. accordii* Ceoloni *et al.*, 1986.

Mais, si *I. cotta* est une forme très fréquente et commune dans le Permien supérieur, et elle est très bien distribuée, on ne peut pas en dire autant pour les autres deux ichnoespèces car *I. willsi* est présente seulement en Grande Bretagne, *I. cfr. willsi* à Prim Point (Prince Edward Island) (Mosman & Place, 1989) et *I. accordii* seulement en Italie.

L'analyse achevée sur les trois ichnoespèces montre que leurs définitions respectives a été dictée par des raisons d'ordre typiquement dimensionnels des doigts (*I. cotta* et *I. accordii*) et morphologique du couple main-pied (*I. willsi*).

Le but de cette note est de connaître les analogies et les différences entre ces ichnoespèces et d'exposer quelques hypothèses d'ordre statique et dynamique à l'intérieur de l'ichnogenre *Ichniotherium*.

Matériaux et méthodes

Les empreintes étudiées attribuées à *Ichniotherium*, ont été exploitées par la littérature. En détail, des nouvelles mesures ont été exécutées en utilisant les méthodes reportées par Leonardi (1987) pour chaque paramètre dimensionnel.

Pour *I. cotta*, les empreintes utilisées sont celles déjà connues et étudiées par Haubold (1973), Conti *et al.* (1977), Fichter (1983), Santi (1992 *a*) pour au total de 18. Pour *I. accordii* j'ai utilisé les traces analysées et documentées par Ceoloni *et al.* (1988) pour au total de 6, tandis que pour *I. willsi*, les empreintes sont celles étudiées par Haubold & Sarjeant (1973).

Jusque quand il a été possible, j'ai cherché de separer les mains et les pieds droites et gauches d'*Ichniotherium accordii* et *Ichniotherium cotta*.

Sur le Tab. 1-2 sont indiquées des comparaisons statistiques de quelques rapports digitaux des empreintes d'*Ichniotherium cotta* et *Ichniotherium accordii*.

Tab. 1 - Comparaisons statistiques de quelques rapports digitaux des mains et des pieds (droites et gauches) d'*Ichniotherium cotta* (Pohlig) 1885.

<i>Ichniotherium cotta</i>	Moyenne		Ecart-type		Coef. var. (%)	
	m. dr.	m. g.	m. dr.	m. g.	m. dr.	m. g.
Main						
Longueur / Largeur main	0.74	1.01	0.10	0.15	13.53	14.39
Long. (m) / Long. I doigt	3.18	3.91	0.22	0.80	7.03	20.40
Long. (m) / Long. III d.	1.92	2.23	0.41	0.35	21.16	15.56
Long. II / Long. I	1.28	1.50	0.13	0.45	11.96	29.69
Long. III / Long. II	1.27	1.21	0.18	0.17	14.25	13.66
Long. IV / Long. III	1.15	1.16	0.10	0.11	8.60	9.11
Long. V / Long. IV	0.56	0.54	0.20	0.06	35.74	10.43
Larg. (m) / Larg. I doigt	9.97	5.54	3.92	1.39	39.35	25.20
Larg. (m) / Larg. III d.	6.55	5.39	1.31	0.81	20.00	15.04
Larg. II / Larg. I	1.11	1.04	0.15	0.38	13.96	36.33
Larg. III / Larg. II	1.35	1.07	0.22	0.35	15.95	32.82
Larg. IV / Larg. III	0.93	1.00	0.14	0.10	15.37	9.75
Larg. V / Larg. IV	1.05	0.90	0.20	0.21	19.11	23.42

<i>Ichniotherium cotta</i>	Moyenne		Ecart-type		Coef. var. (%)	
	p. dr.	p. g.	p. dr.	p. g.	p. dr.	p. g.
Pied						
Longueur / Largeur pied	1.00	0.98	0.21	0.30	21.35	31.02
Long. (p) / Long. I orteil	4.40	4.17	1.84	1.08	41.85	25.69
Long. (p) / Long. III ort.	2.22	2.36	0.42	0.21	18.77	8.93
Long. II / Long. I	1.50	1.41	0.42	0.23	28.00	16.49
Long. III / Long. II	1.20	1.23	0.04	0.09	3.58	7.31
Long. IV / Long. III	1.17	1.19	0.06	0.13	8.96	10.73
Long. V / Long. IV	0.64	0.77	0.33	0.06	52.07	8.04
Larg. (p) / Larg. I orteil	6.18	8.18	1.85	1.72	29.91	21.01
Larg. (p) / Larg. III ort.	5.48	6.27	1.03	1.48	18.87	23.58
Larg. II / Larg. I	0.83	1.18	0.26	0.02	31.77	1.79
Larg. III / Larg. II	1.29	1.17	0.16	0.33	12.28	28.10
Larg. IV / Larg. III	0.81	1.03	0.21	0.25	25.80	24.41
Larg. V / Larg. IV	0.74	0.70	0.31	0.22	41.66	31.72

Tab. 2 - Comparaisons statistiques de quelques rapports digitaux des mains et des pieds (droites et gauches) relatifs à *Ichniotherium accordii* Ceoloni et al., 1986.

<i>Ichniotherium accordii</i>	Moyenne		Ecart-type		Coef. var. (%)	
	main	pied	main	pied	main	pied
Longueur / Largeur	0.56	1.33	0.17	0.17	30.71	12.62
Longueur / Long. I doigt	-	2.87	-	1.04	0	36.31
Longueur / Long. III d.	1.92	1.48	0.58	0.07	30.00	4.83
Long. II / Long. I	-	1.91	-	0.59	0	30.90
Long. III / Long. II	1.01	1.01	0.02	0.01	1.79	1.05
Long. IV / Long. III	1.04	1.00	0.06	0.05	6.02	4.51
Long. V / Long. IV	1.04	0.96	0.05	0.04	5.00	4.62
Largeur / Larg. I doigt	-	7.51	-	2.57	0	34.27
Largeur / Larg. III d.	11.72	6.28	1.68	0.67	14.30	10.73
Larg. II / Larg. I	-	1.13	-	0.29	0	25.71
Larg. III / Larg. II	1.15	1.00	0.21	-	18.45	-
Larg. IV / Larg. III	1.05	1.00	0.09	0.08	8.45	8.33
Larg. V / Larg. IV	0.93	0.93	0.15	0.21	15.75	22.26

Discussion

Un coup d'oeil aux données statistiques peut être utile pour voir initialement, les caractéristiques de l'échantillon des empreintes. L'élément le plus significatif est fourni par la valeur du coefficient de variation. Mais, on ne peut pas déduire grand'chose si la variabilité est $> 30\%$. Toutefois, en observant ces valeurs il semble qu'il y ait comme des «oscillations» lesquelles indiquent sûrement, qu'à l'intérieur de la même espèce (*I. cottaie* et *I. accordii*), il y ait des reptiles de tailles différentes. En pratique, cela pourrait souligner l'influence de l'allométrie de croissance et donc signifier que les auteurs des traces étaient d'âge différents (Demathieu, 1987).

L'analyse des données obtenues par les mesures des empreintes, permet d'avancer quelques considérations relativement aux caractéristiques de la main et du pied des espèces *Ichniotherium cottaie* et *Ichniotherium accordii*. À cause de l'exigüité des données relatives à *Ichniotherium willsi*, la discussion aura pour objet, principalement les empreintes d'*I. cottaie* et *I. accordii*.

Main

L'observation de la Fig. 1 définit un aspect très significatif relatif particulièrement à la main d'*Ichniotherium cottaie* et *Ichniotherium accordii*, par contre peu ou rien, peut-être avancé pour *Ichniotherium willsi* manquant de données plus certaines.

Ce qu'on observe, en premier lieu, est une nette subdivision des champs d'existence de référence pour le rapport entre la longueur et la largeur de la main, pour *I. cottaie* et *I. accordii*. Bien qu'à l'intérieur de chaque aire

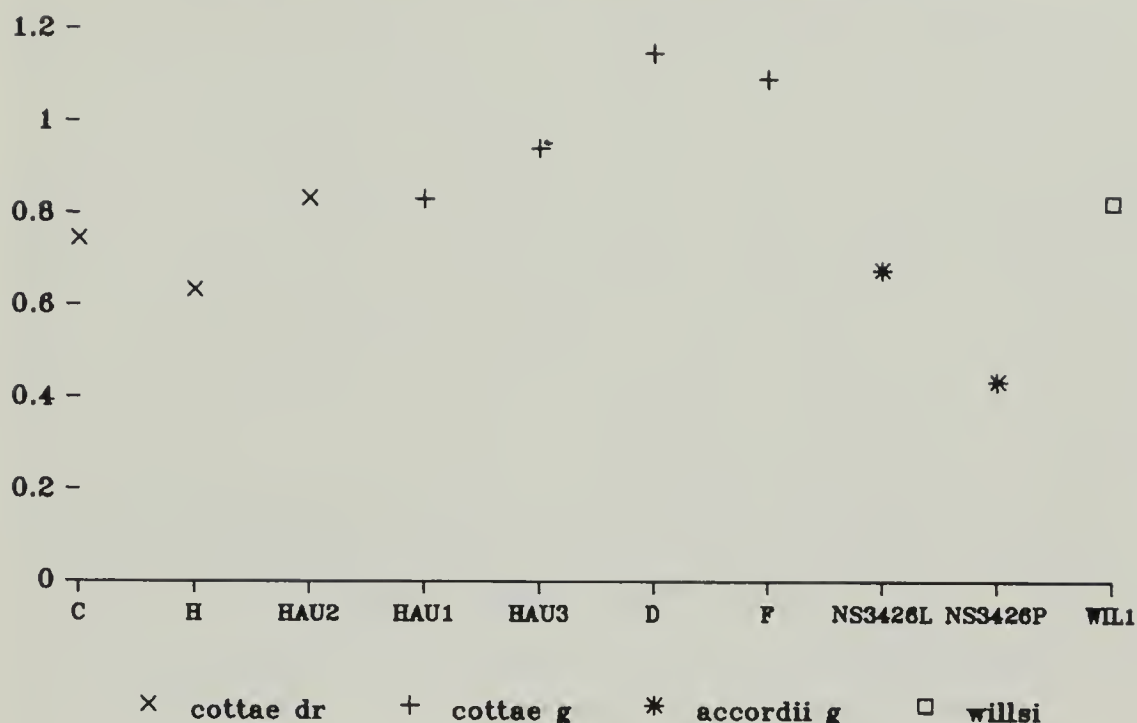


Fig. 1 – Dispersion des points relatifs au rapport Longueur/Largeur de la main (droite et gauche) en *Ichniotherium cotta*, *Ichniotherium accordii* et *Ichniotherium willsi*. En abscisse les sigles des échantillons.

on a des dispersions ponctuelles également très vaste (*I. cotta*), liées probablement à la variation spécifique, cela ne semble pas créer des doutes sur la distinction des espèces indiquées ci-dessus.

Si les données relatives à la main droite et gauche d'*I. cotta* donnent des valeurs comprises entre 0.634 et 1.150, pour *I. accordii* elles sont nettement inférieures en couvrant un spectre qui a des limites entre 0.437 et 0.647. Ces dernières valeurs sont significatives, parce qu'elles tendent à montrer que la largeur de la main d'*I. accordii* est supérieure à la longueur totale, manifestant ainsi aussi la plus grande extension des doigts (v. l'angle de divergence entre les doigts, justement).

En effet, si nous observons la Fig. 2 relative à la distribution des angles de divergence entre les doigts, on peut avancer la considération suivante: les points relatifs à ce paramètre pour les doigts des mains et des pieds pour les deux espèces ici étudiées, sont pratiquement sur des droites parallèles entre elles, mais les points typiques d'*I. accordii*, s'alignent avec ceux d'*I. cotta*, mais ont des valeurs supérieures à celles ci.

La position des doigts (en éventail dans les deux espèces), tend à faire occuper aux doigts même, une aire plus vaste en rapport à celle observée pour *I. cotta*. Plus significatif est, à ce propos, la valeur donnée par la divergence I-V doigt (147.5°), qu'une fois de plus, démontre la grande ouverture des doigts de la mains d'*I. accordii* quand touchent le sol. Toute la main donc, est plus large.

La base sur laquelle a été instituée l'espèce *I. accordii* est celle de l'égalité des dimensions des doigts des mains et des pieds (Ceoloni *et al.*, 1988),

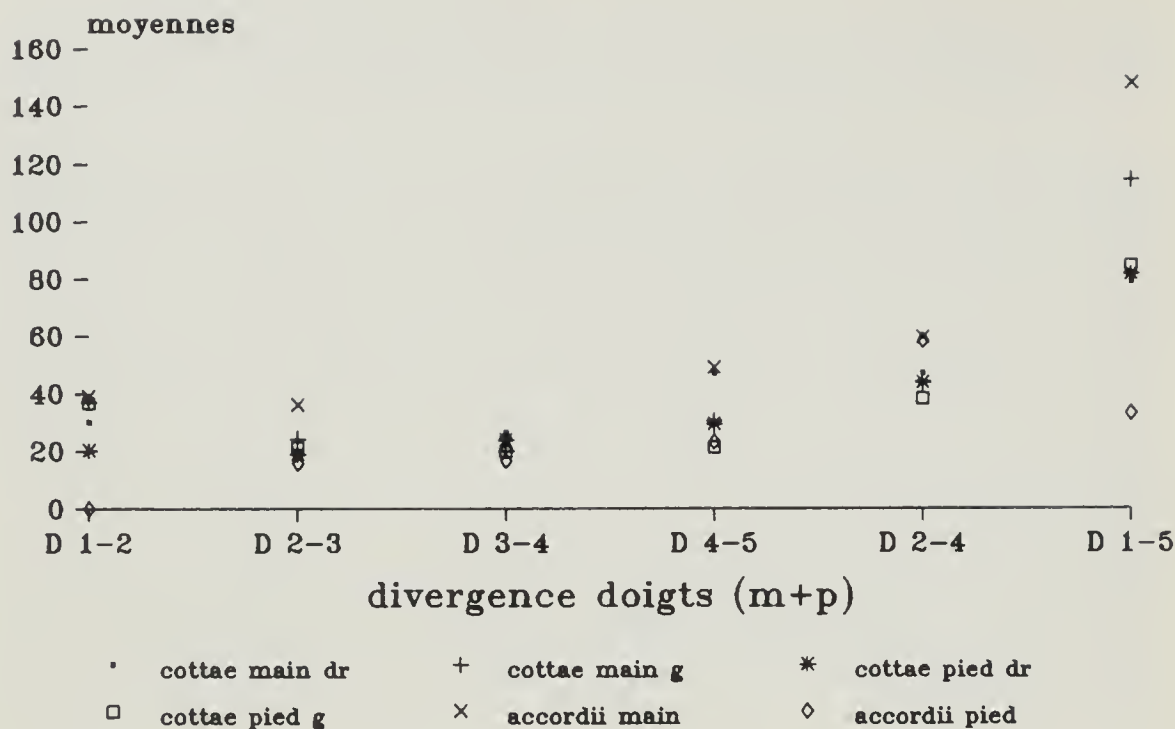


Fig. 2 – Dispersions des points relatifs aux moyennes des divergences entre les doigts des mains et des pieds (droites et gauches) en *Ichniotherium cottaie* et *Ichniotherium accordii*.

par contre on retrouve sur *I. cottaie*, le schéma classique des reptiles avec une augmentation progressive de la longueur du I au IV et une réduction du V. Analysons plus en détail ce point-ci, en le considérant illustré par le diagramme de la Fig. 3 qui représente la distribution des moyennes des longueurs et des largeurs des doigts des espèces examinées. Il semble évident que les domaines d'existence relatifs à *I. accordii* et *I. cottaie* soient assez distincts, mais pas nettement si séparés: en pratique, il semblerait que pour ces deux espèces, au moins au niveau de ces paramètres et à ce niveau seulement, il n'y aurait pas de différence entre les espèces.

Cela peut-être prouvé par la position relative du I doigt d'*I. accordii* qui vient s'insérer dans le champ d'*I. cottaie*; il semble que sur *I. accordii*, déjà à partir du doigt I, il y aurait une uniformité dimensionnelle avec *I. cottaie* et que les autres doigts se séparent seulement un peu par l'étalement des mesures observé. La valeur du rapport entre la longueur et la largeur des doigts, prouve que celle du I d'*I. accordii* s'approche beaucoup de plus, relativement aux autres des valeurs définies pour les doigts d'*I. cottaie*, particulièrement pour le II.

Plus en détail, pour *I. cottaie* les valeurs sont comprises entre 1.628 (V doigt) et 3.058 (IV doigt), en *I. accordii* entre 2.818 (I doigt) et 3.810 (II doigt), montrant une plus grande homogénéité. Tel fait, ferait conclure que les longueurs et les largeurs des doigts prises individuellement, ne soient pas utiles pour la distinction des espèces.

Considerons maintenant, les diagrammes des Figg. 4-8 où sont reportées les dispersions des points relatifs au rapport longueur/largeur des doigts comparés avec le rapport longueur/largeur de la main. L'observation

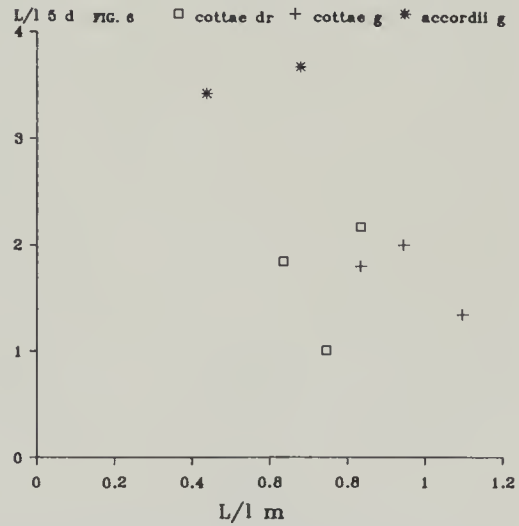
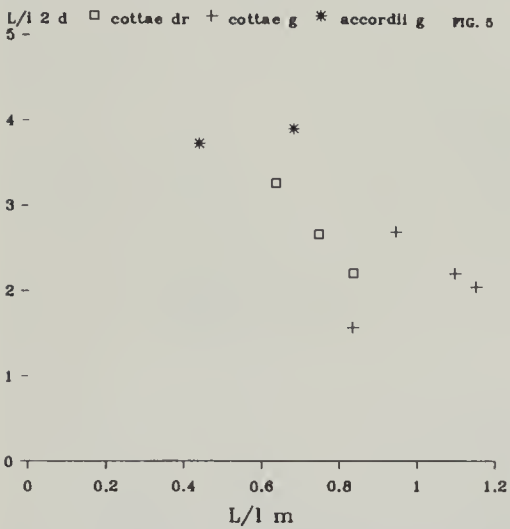
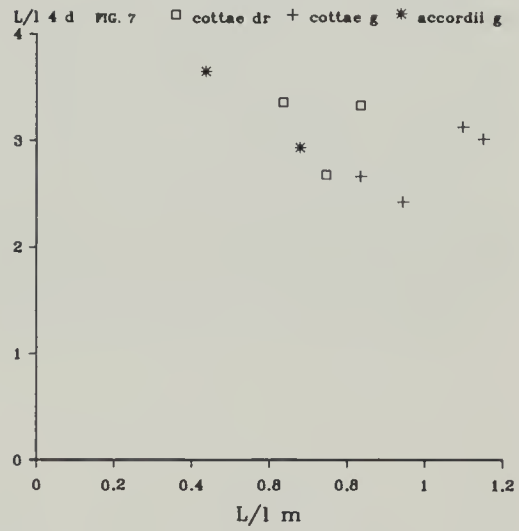
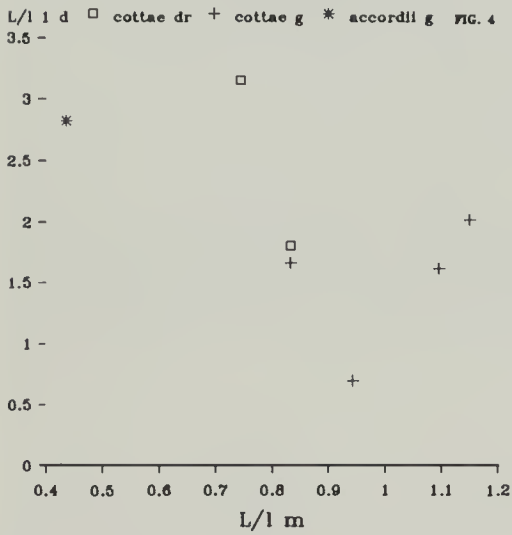
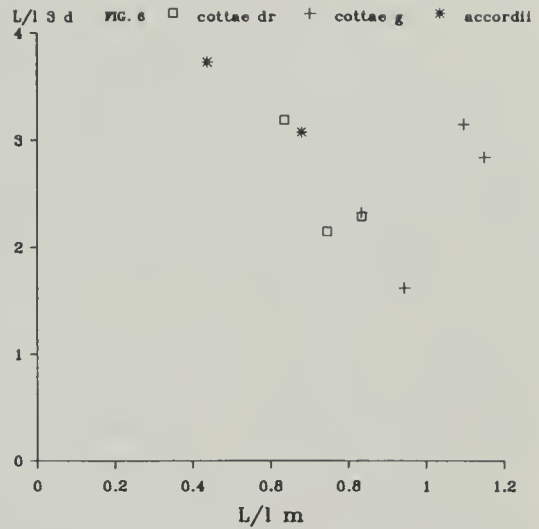
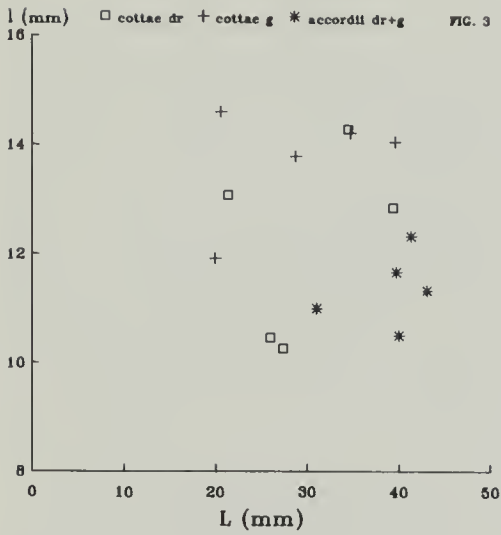


Fig. 3 – Dispersion des points relatifs aux moyennes des Longueurs (en abscisse) et des Largeurs (en ordonnée) des doigts des mains (droites et gauches) en *Ichniotherium cottae* et *Ichniotherium accordii*.

Fig. 4-8 – Dispersions des points des rapports Longueurs-Largeurs des doigts (en ordonnée)/Longueurs-Largeurs main (droites et gauches) en abscisse relativement à *Ichniotherium cottae* et *Ichniotherium accordii*.

de tels schémas permet d'avancer une série de propositions: en ce qui concerne le doigt I, le point représentatif de *I. accordii* se trouve nettement plus séparé de ceux-là témoignant de l'analogie droite et gauche d'*I. cottae*.

Si avec la disposition du point relatif au doigt I sur *I. accordii* on notait une nette distinction entre les espèces, avec le doigt II on rétrécit l'espace défini entre les espèces mêmes, ne seulement pas, mais avec l'analyse du III et IV on ne réussit plus à reconnaître la distinction des champs d'*I. accordii* et d'*I. cottae*. Cela, il se revient à avoir un aspect semblable à celui proposé pour le doigt I, quand on analyse la donnée relative au doigt V, dont les points propres d'*I. accordii*, se détachent nettement du champ défini par *I. cottae*. On dirait que les différences fondamentales soient signalées pour les doigts latéraux, ceux des parties centrales n'offriraient pas de discrimination dimensionnelle entre les espèces analysées.

Les questions qui peuvent être proposée, après avoir analysé ces schémas, sont: pourquoi les différences les plus grandes viennent elles à se retrouver sur les doigts latéraux et non sur tous les doigts? Quel rapport existe entre les dimensions totales de la main avec celles des doigts et pourquoi les valeurs de divergence sont-elles si hautes?

Sélon ma vision, une réponse possible pourrait-être liée à l'utilisation statiquement différente des doigts de *I. accordii* plutôt que de *I. cottae*. Pour *I. accordii*, pourrait être que la main était utilisée pour l'appui, mais non passivement; cela pourrait servir à accompagner la locomotion marquée par l'ondulation latérale du tronc qui devient très importante et fondamentale.

Donc, en cette vision, avoir des doigts plus longs est indispensable pour

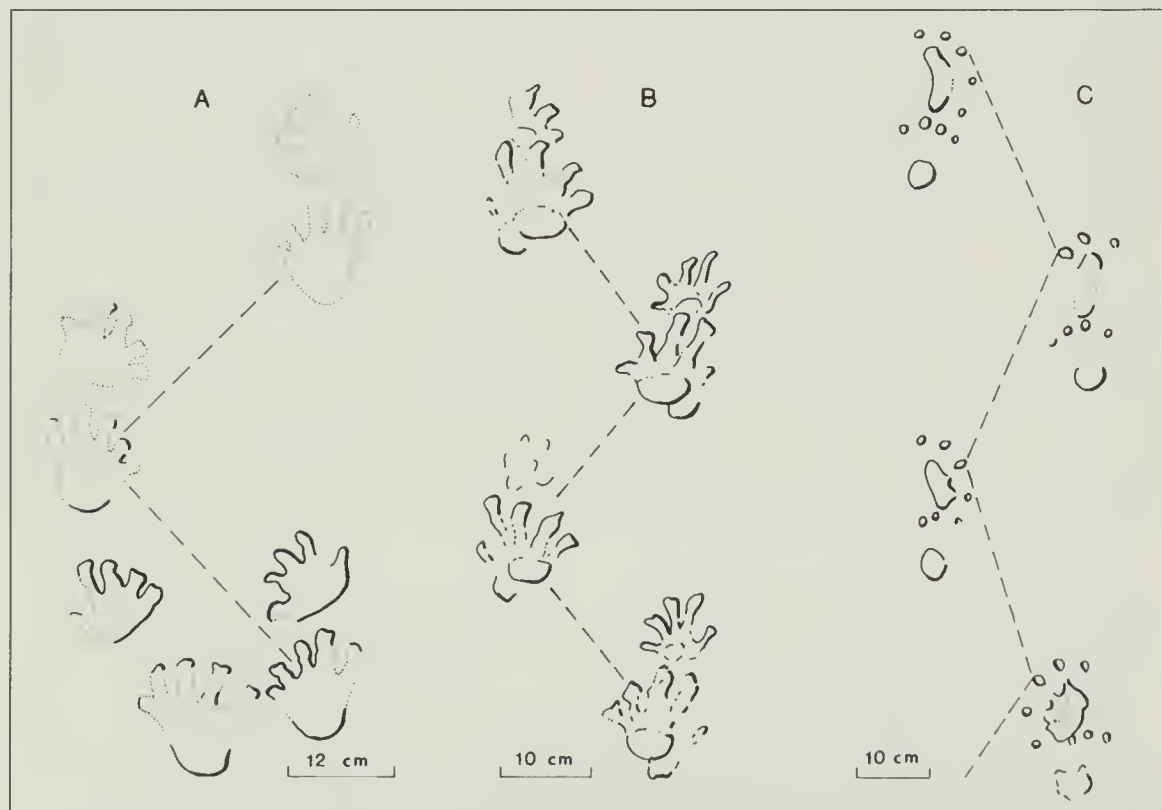


Fig. 9 – Les pistes laissées par *Ichniotherium cottae* (A), *Ichniotherium willsi* (B) et *Ichniotherium accordii* (C) (par: SANTI, 1992 a).

un meilleur appui stable sur le sol. Le dessin- même de la piste d'*I. accordii* pourrait être indiquée par une confirmation ultérieure (Fig. 9).

En effet, on a remarqué une forte rotation de la main en direction de l'intérieur de la piste, au contraire de ce qu'on observe sur les autres espèces d'*Ichniotherium*. La position, ainsi définie, permettrait, selon moi, d'obtenir plus grande stabilité pendant la locomotion. En conséquence, il y aurait une plus grande action sur le sol de la main pour laquelle, pour pouvoir operer ainsi, il serait nécessaire que toutes les doigts prennent part de la même façon, à l'action.

Seulement le doigt V probablement, ne jouerait pas un rôle si efficace auprès les autres. Dans le moment où les doigts exercent une force, viennent à se poser ils en éventail, mais avec un angle de divergence entre les doigts mêmes, plus élevé que chez les autres espèces et avec une valeur de la divergence I-V doigt très supérieure.

En conclusion, le schéma de la locomotion dans cette espèce (*I. accordii*) ne se modifie pas (v. plus loin), mais il presente une arrangement différent des éléments de la main sur le sol. Le fait de devoir marcher avec un axe de la main qui forme un angle proche à 90° avec l'axe de la piste, donc avec tel axe placé presque perpendiculairement à celui du pied, induirait à suggérer aussi que le V doigt pourrait être moins «porteur» par rapport aux autres pendant la locomotion, mais par contre, davantage que sur le V d'*I. cottaie* (v. plus loin). Peut-être il est aussi possible, qu'une telle disposition de la main, soit la conséquence d'une position du membre davantage plus «lacertoïde» (avant-bras et humérus disposés sur deux plans différents et presque perpen-

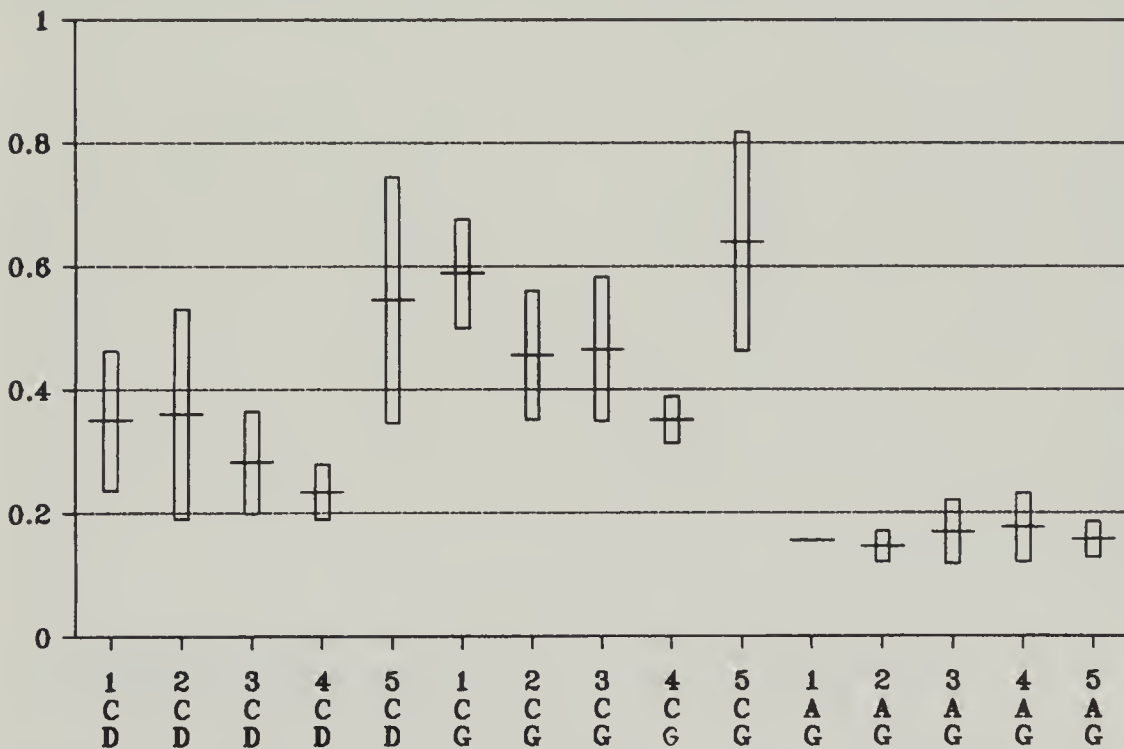


Fig. 10 – Tableau comparatif de distribution des champs dimensionnels du rapport Longueur- Largeur des doigts/Longueur- Largeur des mains (droites et gauches) en *Ichniotherium cottaie* et *Ichniotherium accordii*. En abscisse les sigles des échantillons: C = cottaie, A = accordii, D = droite, G = gauche.

diculaires) que dans les autres espèces et avec le tronc pas trop au dessus du sol, mais non rampant (absence de l'empreinte de la queue).

Ce schéma-ci ne se modifie pas pendant la course du *trackmaker*. La Fig. 10 est le tableau final de la distribution du rapport longueur-largeur doigts / longueur-largeur main qui confirme la séparation des espèces *I. cottae* et *I. accordii*. Dans la première espèce il y a une grande variabilité, accompagnée d'une certaine uniformité et distribution spéculaire des données rapportées pour les doigts des mains droite et gauche. Par contre, confiné avec des données nettement inférieures, est le champ propre d'*I. accordii*, à l'intérieur du lequel, on constate encore une variabilité dimensionnelle, mais sûrement plus faible.

Pied

Un'analyse relative aux paramètres dimensionnels du pied, peut-être conduite en observant le schéma de la Fig. 11. Par rapport à ce qui a été mis en évidence en général pour la main, il y a une plus grande affinité dimensionnelle entre *I. cottae* et *I. accordii*, manifestée par un rapprochement plus net des domaines d'existence de ces espèces. Aussi pour le pied, à l'intérieur de chaque champ défini, on note une certaine dispersion dimensionnelle, plus forte sur *I. cottae* que sur *I. accordii*, liée très probablement, aussi dans ce cas, à la variabilité spécifique.

Pour *I. cottae* les limites extrêmes du rapport longueur/largeur de l'empreinte sont 0.572 et 1.404, alors que pour *I. accordii*, elles sont 1.143 et 1.471: il est dénoté une plus grande différence entre les valeurs limites les plus basses et une plus grande proximité en celles plus hautes. Évidemment

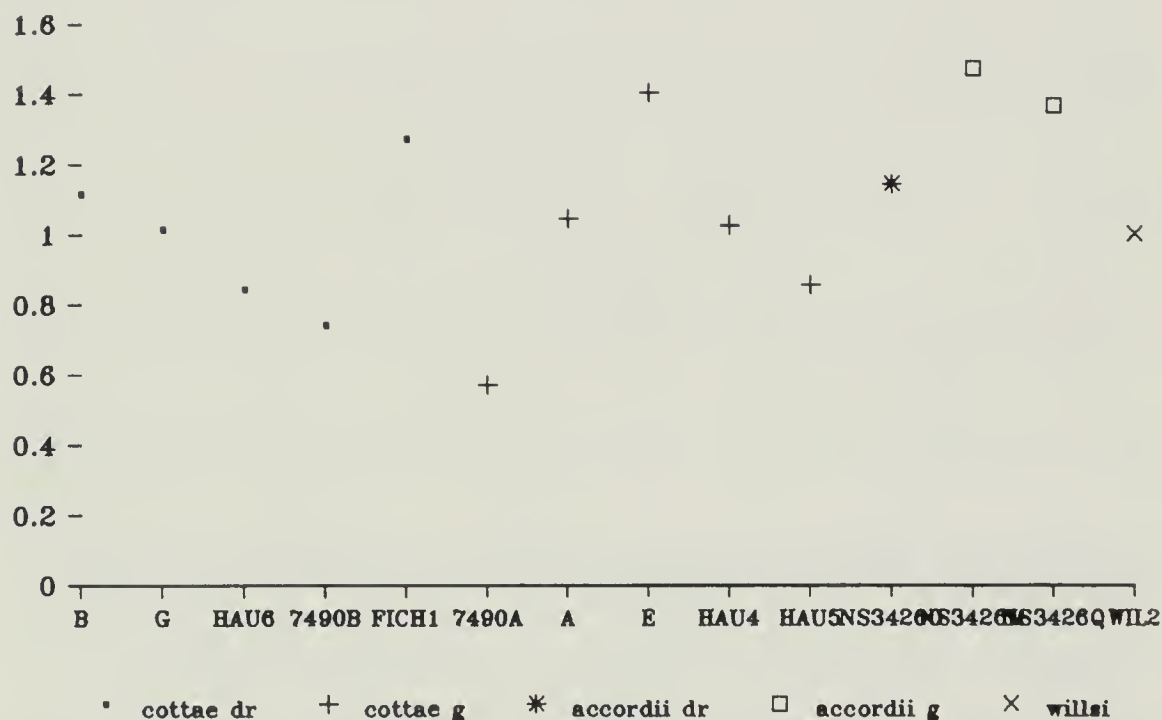


Fig. 11 – Dispersion des points relatifs au rapport Longueur/Largeur des pieds (droites et gauches) en *Ichniotherium cottae*, *Ichniotherium willsi* et *Ichniotherium accordii*. En abscisse les sigles des échantillons.

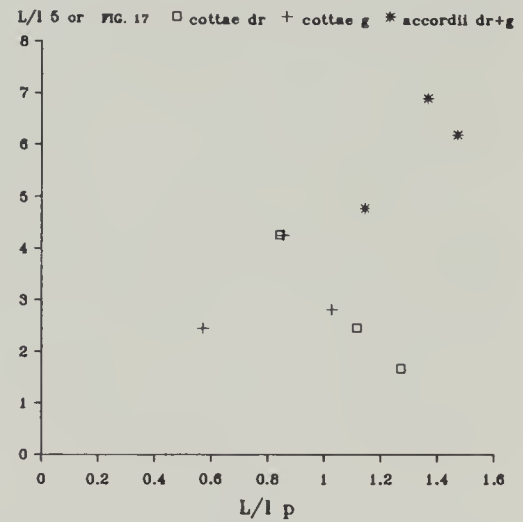
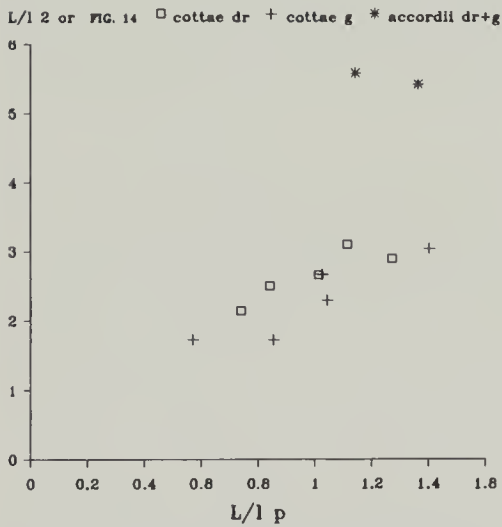
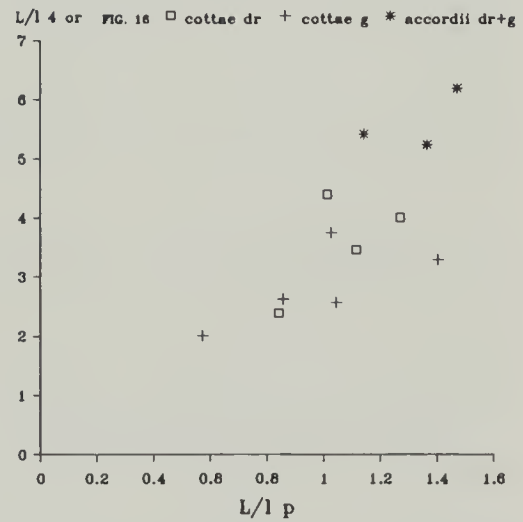
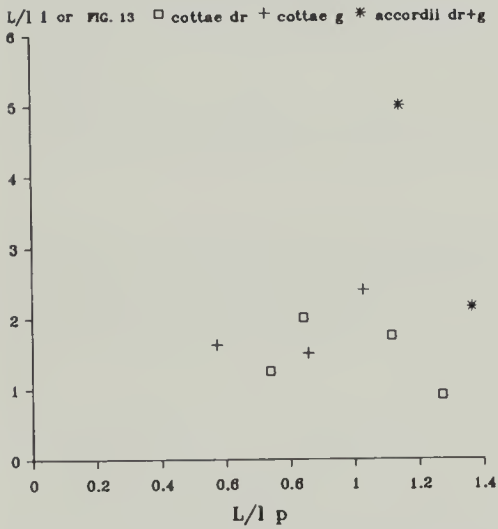
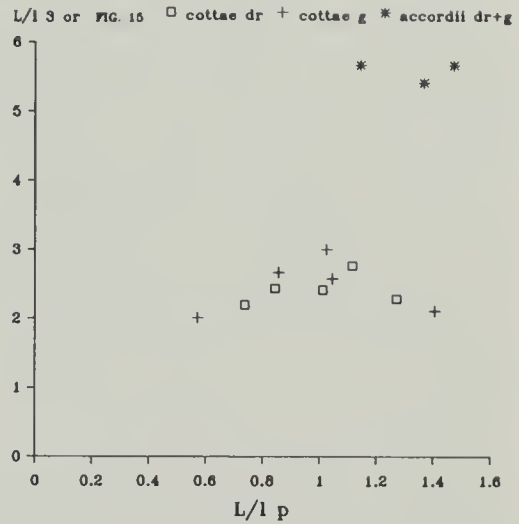
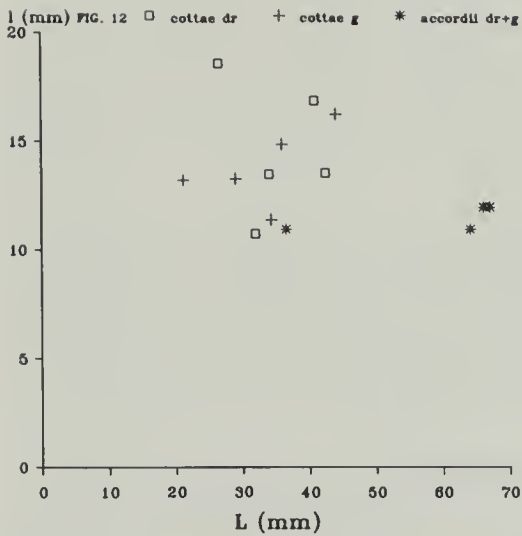


Fig. 12 - Dispersion des points relatifs aux moyennes des Longueurs (en abscisse) et Largeurs (en ordonnée) des orverts des pieds (droites et gauches) en *Ichniotherium cottae* et *Ichniotherium accordii*.

Fig. 13-17 - Dispersions des points relatifs aux rapports Longueurs-Largeurs des orverts (en ordonnée)/Longueurs-Largeurs des pieds (droites et gauches) en abscisse en *Ichniotherium cottae* et *Ichniotherium accordii*.

la limite inférieure si variable, peut être due par une présence importante d'individus sub-adultes dans l'échantillon analysé d'*I. cotta*, alors que les limites supérieures plus semblables, pourraient témoigner aussi la valeur dimensionnelle maximale ou proche d'elle, relative aux dimensions du pied dans l'ichnogène *Ichniotherium*.

Par rapport à ce qui a été observé pour la main, il y a une certaine différence entre les données relatives à *I. accordii*; en effet alors que la main est plus large que longue, le pied montre le contraire en ayant une longueur supérieure à la largeur. Cet aspect se traduit pratiquement, sur les angles plus petits de la divergence entre les orteils, avec une valeur de la divergence I-V, en moyenne autour de 33°; cela montre que le pied d'*I. accordii* est plus «fermé» que la main.

Il est clair que le dessin des autopodes, défini sur la base d'un schéma analogue (similitude des dimensions des orteils), donc aussi sur l'observation de la distribution des points relatifs aux moyennes des longueurs et des largeurs des orteils (Fig. 12) est du reste, presque semblable, pour *I. accordii*, à celle de la main. La comparaison entre la Fig. 3 et la Fig. 12 suggère une analogie dans la position du doigt I d'*I. accordii*, que soit pour la main ou pour le pied, qui entraîne leur inclusion entre le champ d'*I. cotta*.

La différence fondamentale réside dans la position relative des autres doigts des autopodes d'*I. accordii*; pour la main les deux domaines d'*I. cotta* et d'*I. accordii* sont très voisins, puisqu'ils se pénètrent (pour le pied l'intervalle est très grand). Ainsi, si la main d'*I. cotta* et d'*I. accordii* quand on considère les doigts, ne semble pas trop différente, la différence entre les orteils du pied apparaît fondamentale.

Une considération ultérieure est possible en évaluant les diagrammes des Figg. 13-17 dans lesquels on observe la position des points relatifs au rapport longueur - largeur orteils / longueur - largeur pied, pour *I. accordii* du I jusqu'au IIIe orteil, se trouvent en un champ nettement séparé de celui d'*I. cotta* et, seulement pour les orteils IV et V, les domaines se rapprochent. Des rapides comparaisons avec les données relatives à la main montrent des différences pour les orteils II-III et IV et des analogies entre le I (en partie) et le V.

Les doigts centraux de la main d'*I. accordii* sont semblables à ceux d'*I. cotta*; comme dans le pied, seulement les IV et V. Globalement (Fig. 18) la différence dimensionnelle des deux espèces examinées, apparaît encore plus nette aussi si est confirmé le fait que l'orteil I d'*I. accordii* a un domaine semblable à l'orteil III gauche d'*I. cotta*.

Au niveau statique-dynamique, quel sens peut avoir le fait que le pied soit peu différent de la main?

Observons les différentes variabilités caractéristiques comparées entre la main et le pied d'*I. accordii* et d'*I. cotta*.

La donnée qui semble la plus importante et significative est celle fournie par la divergence entre les doigt I-V de la main et du pied, assez différente entre les deux espèces. La dimension des doigts des autopodes antérieur et postérieur assume aussi des différences. Naturellement, cela fournit des indications intéressantes pour la comparaison entre *I. cotta* et *I. accordii*. Le pied d'*I. accordii* maintient des caractéristiques semblables à celles

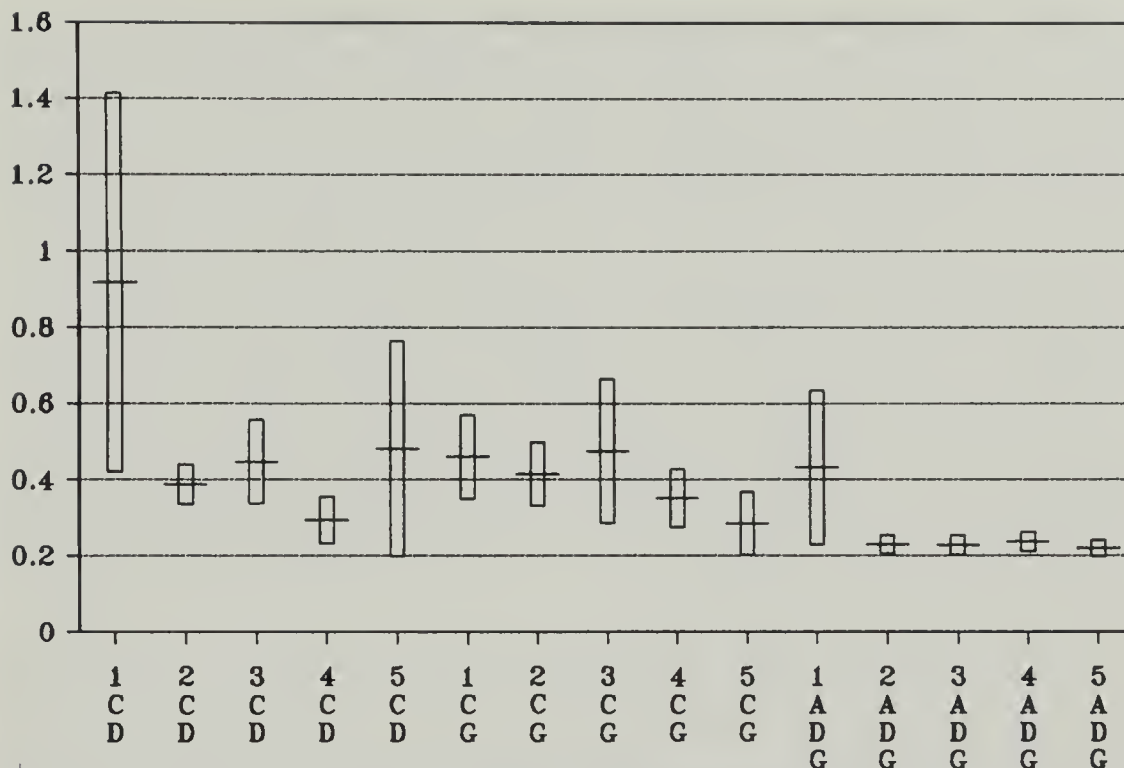


Fig. 18 – Tableau comparatif de distribution des champs dimensionnels des rapports Longueur-Largeur orteils/Longueurs-Largeur pieds (droites et gauches) en *Ichniotherium cottae* et *Ichniotherium accordii*.

d'*I. cottae*, donc je pense que fonctionnellement, il peut «travailler» de la même façon que ce dernier. Il est clair toutefois, que la construction de l'autopode postérieur doit décaler celle de la main ou *vice versa*, donc avec des dimensions relatives des orteils équivalent.

Mais, le fait que *I. accordii* ait un angle de divergence des orteils I-V du pied très bas par rapport à *I. cottae*, pourrait induire aussi que l'autopode soit moins chargé. Non que le barycentre soit déplacé tout à coup en avant (je ne pense pas cela possible, mais les données de la profondeur des empreintes manquent), et que de toute façon, la main soit privilégiée statiquement davantage; le pied d'*I. accordii*, ressemble dans ce sens beaucoup, mais peut-être moins «dynamiquement», au pied d'*I. cottae*.

Donc, si la main d'*I. accordii* montre une plus grande ouverture entre les doigts telle de présenter une divergence I-V doigt très haute, qui détermine une plus grande base d'appui sur le sol, vu aussi la forte rotation négative de l'autopode dans la piste, le pied aurait moins «prise» sur le sol. Les membres postérieurs conservent encore le rôle dominant, mais peut-être le fait d'avoir une aire d'appui relativement petite par rapport à ce qu'on pourrait attendre en considérant l'aire d'appui de la main, est lié à la modification observée du type d'appui antérieur.

Conclusions

L'analyse conduite sur quelques paramètres des empreintes et des pistes d'*Ichniotherium cottae* et d'*Ichniotherium accordii*, peut porter à des conclusions différentes, à mon avis, significatives.

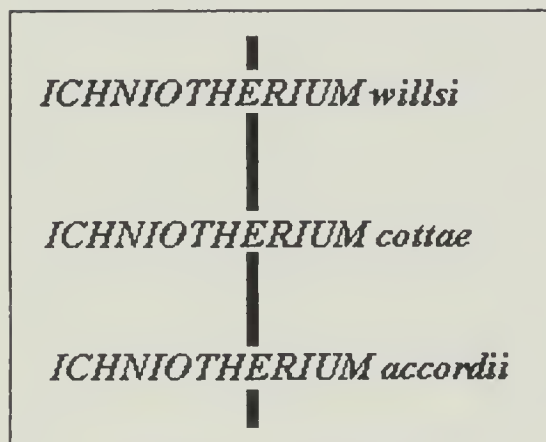
En premier lieu, il faut remarquer que la main d'*I. accordii* est, en moyenne, plus large que longue, que la largeur est en général, moins de bons marqueurs que la longueur et que l'angle de divergence entre les doigts I-V, est très grande. Par contre *I. cottae* présente une main avec divergence I-V beaucoup plus basse. Secondement, les dimensions des doigts d'*I. accordii* montrent que les différences, les plus significatives, se trouvent dans les doigts latéraux, ceux de la partie centrale ne présentent pas de fortes variations de longueur par rapport à ceux d'*I. cottae*.

Le troisième élément très intéressant, peut-être fourni par l'aspect de la piste d'*I. accordii* laquelle est caractérisée par la grande rotation vers l'intérieur de la main (rotation négative).

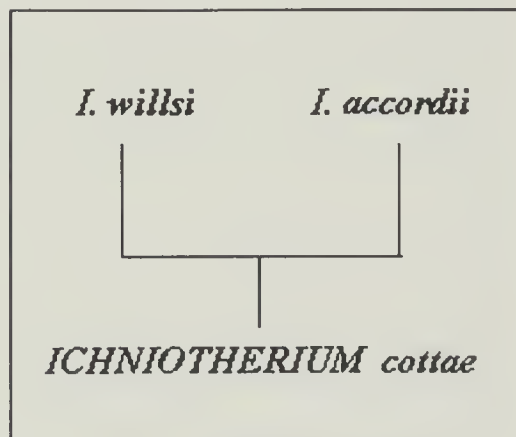
L'autopode postérieur des espèces ici étudiées, mérite autant des considérations. Par rapport à la main il y a une plus grande affinité et ressemblance des orteils, soit dimensionnelle que de divergence, pour les espèces *I. accordii* et *I. cottae*. Si la main d'*I. accordii* apparaît avec les doigts davantage séparés les uns des autres, le pied semble décidément plus «fermé» sur l'empreinte laissée sur le sol.

En observant le dessin de la piste de chacun *trackmakers*, au niveau du *pes* il y a une ressemblance absolue avec un fort parallélisme entre l'axe de l'empreinte et l'axe de la piste même. À ce point toutefois, je dois donner une précision, c'est-à-dire l'absence de données relativement à la troisième espèce connue d'*Ichniotherium*: *I. willsi*. Mais le dessin de sa piste est suffisamment clair pour remarquer la variation dans la position de la main par rapport à *I. cottae* et *I. accordii* (la main et le pied avec axes parallèles à la ligne de symétrie de la piste).

Collationnant ces éléments, on déduit un tableau très intéressant sur l'attitude dynamique des représentants des trois espèces d'*Ichniotherium*. Mon idée pour ce problème, est de considérer qu'à l'intérieur de l'ichnogenre *Ichniotherium* pourrait se manifester une sorte d'«évolution» à un niveau statique-dynamique qui pourrait apporter une amélioration dans la locomotion. Donc, on dirait possible d'avancer deux hypothèses alternatives (Fig. 19).



1° HYPOTHESE



2° HYPOTHESE

Fig. 19 – Deux hypothèses possibles d'«évolution» statique et dynamiques entre l'ichnogenre *Ichniotherium*. Pour les explications voir le texte.

A) Le reptile qui a laissée les empreintes de l'ichnogène *Ichniotherium*, sur la base d'autres réflexions (Santi, 1992b) portant surtout sur *I. cottae*, on peut l'imaginer comme un vertébré avec le tronc soulevé, avec les membres construits sur le modèle «reptilien», la queue ne traînant pas sur le sol. Le barycentre, placé à peu près à la moitié du tronc, légèrement déplacé toutefois vers l'arrière-train. Cela peut-être proposé en observant aussi le dessin de la piste.

Étant donné les découvertes d'ichnofossiles attribuables à *I. cottae* sont nombreuses dans les terrains du Permien supérieur continental européen (Italie, France, Allemagne), on pourrait penser que cette imposture statique du *trackmaker* soit la plus commune. Mais cette caractéristique serait seulement l'étape suivante qui aurait, comme élément fondamental, le dessin présenté par *I. accordii*; la main de ce dernier, très écartée avec une forte emprise sur le sol, serait la conséquence logique (mécanique) d'un membre antérieur typiquement «lacertoïde», avec avant-bras et humérus placés sur des plans différents (perpendiculaires ou presque?).

Évidemment pour arriver à cela, le reptile aurait besoin d'avoir des doigts plus ou moins de la mêmes dimensions, qui agiraient avec la même capacité dans le décharge de la puissance sur le sol. En pratique, la main serait plus chargée. Encore, il y aurait une rotation marquée de la main qui justifierait cette disposition des membres.

Il apparaît clair que la locomotion d'*I. accordii* soit ondulante, c'est-à-dire typiquement reptilienne parce qu'elle est la dynamique de base de l'ichnogène *Ichniotherium*, avec l'ondulation du tronc très marquée. Le passage suivant serait celui fourni par *I. cottae*, comme déjà vu; avec cette espèce, il y aurait une repartition plus grande du poids sur la main reportée sur les doigts de la partie centrale, qui entraînerait une moindre rotation de la main, dont les doigts latéraux seraient moins fonctionnels, donc assumeraient un rôle secondaire, en rentrant selon les dimensions, dans le schéma reptilien (augmentation continue des doigts -par le I jusqu'au IV- et réduction du V).

Le passage par une disposition du type «*accordii*» à une type «*cottae*», implique une élévation des membres antérieurs et une main qui fonctionne de façon légèrement différente (plus relevée sur le sol?) et peut-être une moins grande ondulation du tronc pendant la locomotion. Si la disposition type «*accordii*», selon cette hypothèse, l'on peut considérer du reste comme une première tentative, le type «*cottae*» est la condition d'une meilleure réponse aux exigences de la locomotion du vertébré.

Le passage suivant (le dernier?) c'est celui fourni par *I. willsi*. Avec cette espèce, la main est construite, pour la disposition des ses éléments (doigts), comme sur *I. cottae*, mais elle tourne ultérieurement vers l'extérieur en devenant parallèle au pied, donc à la ligne de symétrie de la piste (Fig. 20). S'affirmerait ainsi, le maximum de l'efficacité de la locomotion avec la disposition des antérieurs de type «lacertoïde» de moins en moins nette.

La locomotion serait encore ondulante, mais les antérieurs induiraient un autopode plus soulevé que sur *I. cottae* ou en *I. accordii*. Le fait d'avoir des membres plus «verticaux» par rapport aux autres espèces, entraîne un soulèvement plus important du tronc au dessus du sol. La meilleure disposi-

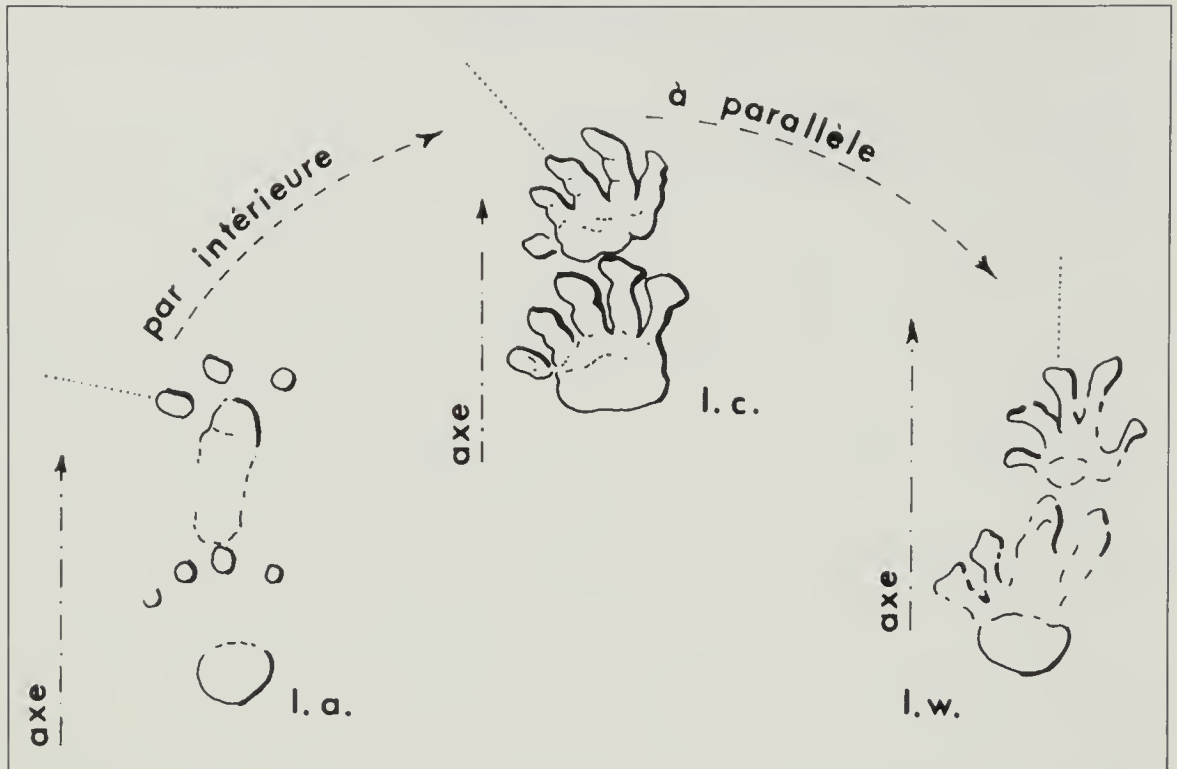


Fig. 20 – Évolution de la rotation de la main entre l'ichnogenre *Ichniotherium* par l'intérieure de la piste (*Ichniotherium accordii*) à parallèle à l'axe de symétrie de la piste (*Ichniotherium willsi*).

tion des composants du membre antérieur, avec rotation du coude vers le tronc, permettrait l'appui incomplet de la main sur le sol.

L'aspect de la piste d'*I. willsi* ne met pas en évidence l'empreinte complète de la main, la partie postérieure est manquante. Toutefois, toujours dans la suite des empreintes de cette ichnoespèce, se manifeste le même motif. La rotation négative de la main (*accordii*) jusqu'à son parallélisme avec l'axe de la piste (*willsi*), est ainsi reliée à l'ampleur de rotation du coude vers le tronc et à la disposition davantage verticale du membre complet.

B) Si cette discussion a été établie sur une possible hypothèse de passage direct (ce que j'appelle «évolution directe») dans la disposition des membres, n'est pas de tout question d'exclure une deuxième alternative. Le schéma jusqu'ici décrit prévoirait, comme construction de base, celle d'*I. accordii* par laquelle ensuite, dériveraient celle d'*I. cottae* et d'*I. willsi* (Fig. 19).

Cette considération serait dictée par le fait que la supposée disposition «lacertoïde» des antérieurs moindre pour les postérieurs d'*I. accordii*, ne doit pas nécessairement être considérée comme la plus primitive; au contraire, elle est sûrement, au moins chez les reptiles actuels en considérant l'aspect métabolique, efficace par comparaison avec d'autres animaux à construction non reptilienne. Par le schéma statique d'*I. cottae*, dont les empreintes sont très abondantes donc très communes, dériveraient par voie de conséquence, en même temps, celles d'*I. accordii* et d'*I. willsi*.

Peut-être en ce cas-ci, que des modifications légères de mode de vie (adaptions au milieu?, ou beaucoup de milieux?) pourraient avoir agi vers l'un ou l'autre favorisant soit un retour au schéma plus strictement traditionnel (*I. accordii*), ou à un autre plus évolué (*I. willsi*).

Personnellement, je ne pense pas possible, sur la base des données actuellement disponibles, considérer valable l'une ou l'autre hypothèse en écartant *a priori* cette alternative. Des recherches ultérieures et des découvertes d'empreintes attribuables à *Ichniotherium*, pourraient peut-être résoudre ce problème ci.

Soit qu'on choisit une hypothèse ou l'autre, restent fixés toutefois, deux points:

- 1) la locomotion au pas alterné,
- 2) la conformation et l'action des membres postérieurs que restent constants entre les trois espèces.

En Tab. 3 sont reportées des aspects différents morphologico-statiques et dynamiques relatifs à *I. cottae*, *I. accordii* et *I. willsi*.

Tab. 3 - Comparaisons entre quelques aspects morphologiques-statiques relatifs à *Ichniotherium cottae*, *Ichniotherium accordii* et à *Ichniotherium willsi*.

Caractéristiques	<i>Ichniotherium acc.</i>	<i>Ichniotherium cot.</i>	<i>Ichniotherium wil.</i>
Longueur doigt (<i>m+p</i>)	presque égal	augmentation progressive	augmentation progressive
Diverg. I-V doigt <i>m.</i>	vaste	peu vaste	peu vaste
Diverg. I-V orteil <i>p.</i>	peu vaste	peu vaste	peu vaste
Rotation <i>main</i>	très intérieure piste	peu intérieure piste	parallèle axe piste
Rotation <i>pied</i>	parallèle axe piste	parallèle axe piste	parallèle axe piste
Position coude	extérieure	plus voisin tronc	très très voisin tronc
Élévation tronc	plus voisin sol	plus élevé par le sol	encore plus élevé
Disposition membre <i>a</i>	plus «reptilien»	plus vertical	encore plus vertical
Disposition membre <i>p</i>	plus vertical	plus vertical	plus vertical
Barycentre	postérieur	postérieur	postérieur
Locomotion	pas alterné	pas alterné	pas alterné
Ondulation du tronc	élevé	moins élevé	beaucoup moins élevé

En effet, aussi si la modification possible du rôle des antérieurs entraîne une meilleure déambulation, le modèle du pas alterné ne peut pas être modifié parce qu'il représente la dynamique de locomotion la plus stable pour les reptiles paléozoïques. Selon mon point de vue, l'aspect «vertical» des membres peut être considéré déjà en acte, mais ne se confond pas avec les cas extrêmes propres aux reptiles triasiques et/ou mésozoïques en général. Il n'y a pas, jusqu'aujourd'hui, une série des preuves convaincantes de disposition des membres de type dinosauroïde ou mieux mammalien parmi les reptiles paléozoïques, en considérant les dessins des pistes respectives dans les terrains du Permien européen.

Le rôle joué par les postérieurs ne varie pas chez les trois espèces, parce qu'ils sont les éléments qui fournissent la poussée la plus grande (permettant l'ondulation latérale du tronc) en relation avec la dynamique globale d'*Ichniotherium* (pas alterné). Le fait qu'entre cet ichnogène de repti-

le mammalien il y ait ce possible chargement statique et dynamique, pourrait être aussi un signe d'une plus vaste et relativement rapide «évolution» qui se vérifie dans le monde reptilien du Permien.

Surtout parmi les reptiles mammaliens, il y a des individus qui offrent des modifications (par exemple, dans la position des membres avec une disposition plus verticaux et ondulation du tronc moins forte) et montreraient la vitalité d'une classe (Reptiles) en pleine modification. Plusieurs tentatives sont, peut-être, destinées à la faillite (par exemple *I. accordii* et *I. willsi*; car leurs empreintes sont en effet peu nombreuses), mais dans le Permien supérieur on a le sentiment que dans plusieurs groupes, les modifications sont rapides, à témoigner l'ouverture d'un cycle qui se développera dans le Mésozoïque.

Remerciement

Je désire remercier le Prof. Demathieu G. (Dijon) pour les conseils et la lecture critique du manuscrit e M.me Lo Presti M.Teresa pour la revision du français.

La recherche a été effectuée avec fonds C.N.R. et M.U.R.S.T. (40%).

Référence bibliographique

- Ceoloni P., Conti M. A., Mariotti N. & Nicosia U., 1988 - New Late Permian Tetrapod Footprints from Southern Alps. *Mem. Soc. Geol. It.*, 34 (1986), 46-65.
- Conti M. A., Leonardi G., Mariotti N. & Nicosia U., 1977 - Tetrapod Footprints of the «Val Gardena Sandstone» (North Italy). Their Paleontological, Stratigraphic and Palaeoenvironmental Meaning. *Paleontographia It.*, 70, 1-91.
- Demathieu G., 1987 - Use of Statistical Methods in Palaeoichnology. In: Leonardi G. (ed.): Glossary and Manual of Tetrapod Footprint Paleoichnology *Ministerio das Minas e Energia-Departamento Nacional da Producao Mineral*, 116 pp.
- Fichter J., 1983 - Tetrapodenfährten aus dem Saarpfalzischen Rotliegende (?Ober-Karbon-Unter Perm; SW Deutschland). Teil III: Die Fährten der Gattungen Foliipes, Varanopus, Ichniotherium, Dimetropus, Palmichnus, Phalangichnus, cf. Chelichnus, cf. Laoporus und Anhomioichnium. *Mainzer Naturw. Archiv*. 21 (32), 125-186.
- Gand G., 1987 - Les Traces de Vertébré Tetrapodes du Permien Français: Paléontologie, Stratigraphie, Paléonvironments. *Thèse de III cycle, Université de Bourgogne*.
- Haubold H., 1971 - Ichnia Amphibiorum et Reptiliorum Fossilium. In: Kuhn O. (ed.): Handbuch der Paläoherpetologie/Encyclopedia of Paleoherpetology. *Fischer-Verlag, Stuttgart-Portland USA*, 124 pp.
- Haubold H., 1973 - Die Tetrapodenfährten aus dem Perm. *Freiberger Forsch.*, c., 285: 1-55.
- Haubold H., 1974 - Die Fossilen Saurierfährten. Wittenberg Lutherstadt, Neue Brehm Bucherei, 168 pp.
- Haubold H., 1984 - Saurierfährten. Neue Brehm Bucherei, Ziemsen Verlag - Wittenberg - Lutherstadt, 230 pp.
- Haubold H., Sarjeant W.A.S., 1973 - Tetrapodenfährten aus dem Keele und

- Enville Groups (PermoKarbon: Stefan und Autun) von Shropshire und Staffordshire, Grossbritannien. *Z. Geol. Wiss.*, 1 (8), 895-933.
- Haubold H., Katzung G., 1978 - Palaeoecology and Palaeoenvironments of Tetrapod Footprints from the Rotliegend (Lower Permian) of Central Europe. *Palaeogeogr. Palaeoclim. Palaeoecol.*, 23, 307-323.
- Leonardi G., 1987 - Glossary and Manual of Tetrapod Footprints Paleoichnology. *Ministerio das Minas e Energia, Departamento Nacional da Produção Mineral*, 116 pp.
- Mossman D.J., Place C.H., 1989 - Early Permian Fossil Vertebrate Footprints and Their Stratigraphic Setting in Megacycle II Red Beds, Prim Point, Prince Edward Island. *Canadian Journ. of Earth Sciences*, 26, 591-605.
- Nierdemayr G., Scheriau-Nierdemayr E., 1980 - Eine Tetrapodenfährten aus dem Unter-Rotliegend von Kotschach in den Westliche Gailtaler Alpen, Karnten - Osterreich. *Ann. Naturhist. Mus. Wien*, 83, 259-264.
- Santi G., 1992a - Su alcune impronte d'*Ichniotherium cotta* (Pohlig) 1885 in una lastra depositata nel Museo di Scienze Naturali di Pavia. *Atti Ticinensi Sc. Terra*, Pavia, 35, 17-29.
- Santi G., 1992b - Réflexions sur Quelques Caractères Statiques et Dynamique Inherents à *Ichniotherium cotta* (Pohlig) 1885. *Atti Ticinensi Sc. Terra*, Pavia, 35, 145-151.